

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNÉE 1937

THÈSE

N°

93

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

(DIPLOME D'ÉTAT)

PAR

Joseph DAVID

Né le 12 août 1908, à La Ciotat (Bouches-du-Rhône)

Ancien Externe des Hôpitaux de Marseille

De la

Physiologie des Poches Aériennes

dans leur rapport

avec le vol des oiseaux

Président : M. TANON, professeur

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUBE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1937

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNÉE 1937

THÈSE

N°

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

(DIPLOME D'ÉTAT)

PAR

Joseph DAVID

Né le 12 août 1908, à La Ciotat (Bouches-du-Rhône)

Ancien Externe des Hôpitaux de Marseille

De la

Physiologie des Poches Aériennes

dans leur rapport

avec le vol des oiseaux

Président : M. TANON, professeur

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUBE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1937

I. — PROFESSEURS

	MM.
Anatomie	ROUVIERE.
Physiologie	Léon BINET.
Physique médicale	STROHL.
Chimie médicale	DESGREZ.
Bactériologie	R. DEBRÉ.
Parasitologie et histoire naturelle médicale	BRUMPT.
Pathologie médicale et générale.....	BAUDOUIN.
Pathologie médicale	ABRAMI.
Pathologie chirurgicale	CHEVASSU.
Anatomie pathologique	ROUSSY.
Histologie	CHAMPY.
Pharmacologie et matière médicale	TIFFENEAU.
Thérapeutique	HARVIER.
Hygiène et médecine préventive	TANON.
Médecine légale	BALTHAZARD.
Histoire de la médecine et de la chirurgie	LAIGNEL-LAVASTINE.
Pathologie expérimentale et comparée	FIESSINGER.
Hydrologie thérapeutique et climatologie	Maurice VILLARET.
	LOEPER.
Clinique médicale	CARNOT.
	CLERC.
	Marcel LABBÉ.
Hygiène et clinique de la première enfance	LEREBoullet.
Clinique des maladies des enfants	NOBÉCOURT.
Clinique des maladies mentales et des maladies de l'encéphale.	H. CLAUDE.
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques	GOUGEROT.
Clinique des maladies du système nerveux	GUILLAIN.
Clinique des maladies infectieuses	LEMIERRE.
	CUNÉO.
Clinique chirurgicale	GOSSET.
	GRÉGOIRE.
	LENORMANT.
Clinique ophtalmologique	TERRIEN.
Clinique urologique	MARION.
	BRINDEAU.
Clinique d'accouchements	COUVELAIRE.
	JEANNIN.
Clinique gynécologique	MOCQUOT.
Clinique chirurgicale infantile et orthopédie	OMBRÉDANNE.
Clinique thérapeutique médicale	RATHERY.
Clinique oto-rhino-laryngologique	LEMAITRE.
Clinique thérapeutique chirurgicale	Pierre DUVAL.
Clinique propédeutique	SERGENT.
Clinique de la tuberculose	BEZANÇON.
Clinique chirurgicale orthopédique de l'adulte	MATHIEU.
Cardiologie clinique	LAUBRY.
	MULON.
Professeurs sans chaire	OLIVIER.
	VERNE.



II. — AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM.

AMELINE..... Pathologie chirurgicale.
 BARIÉTY..... Pathologie médicale.
 BÉNARD (H.) .. Pathologie médicale.
 BERNARD (E.). Pathologie médicale.
 BESANÇON (J.). Hydrologie.
 BOULIN Pathologie médicale.
 BULLIARD Histologie.
 CATHALA Pathologie médicale.
 CHEVALLIER .. Pathologie médicale.
 COSTE Pathologie médicale.
 DOGNON Physique.
 FEY Urologie.
 FUNCK. Pathologie chirurgicale.
 GALLIARD Parasitologie.
 GASTINEL Bactériologie.
 DE GAUDART D'ALLAINES.. Pathologie chirurgicale.
 DE GENNES... Pathologie médicale.
 GAYET Physiologie.
 GIROUD Histologie.
 HAGUENAU ... Pathologie médicale.
 HALPHEN Oto-rhino-laryngologie.
 HAZARD Pharmacologie.
 HUGUENIN Anatomie pathologique.
 JOANNON Hygiène.
 LABBÉ (Henri).. Chimie biologique.

MM.

LACOMME Obstétrique.
 LANTUEJOUL .. Obstétrique.
 LAROCHE (G.).. Pathologie médicale.
 LELONG..... Pathologie médicale.
 LEMAIRE Pathologie expérimentale.
 LEVEUF Pathologie chirurgicale.
 M^{lle} J. LÉVY.... Pharmacologie.
 LÉVY-VALENSI. Neurologie et Psychiatrie.
 MÉNÉGAUX.... Pathologie chirurgicale.
 MOLLARET.... Pathologie médicale.
 MOREAU Pathologie médicale.
 MOULONGUET.. Pathologie chirurgicale.
 MOUQUIN Pathologie médicale.
 OBERLING Anatomie pathologique.
 PETIT-DUTAILLIS.. Pathologie chirurgicale.
 PIÉDELIEVRE .. Médecine légale.
 PORTES Obstétrique.
 RENARD..... Ophtalmologie.
 RICHT Physiologie.
 SANNIÉ Chimie biologique.
 SÈNÈQUE Pathologie chirurgicale.
 TROISIÈRE Pathologie expérimentale.
 TURPIN Pathologie médicale.
 VIGNES Obstétrique.
 WILMOTH Pathologie chirurgicale.

III. — AGRÉGÉS RAPPELÉS A L'EXERCICE

POUR LE SERVICE DES EXAMENS

MM.

ALGLAVE Pathologie chirurgicale.
 BUSQUET Pharmacologie.
 CHAILLEY-BERT.. Physiologie.

MM.

LEROUX Anatomie pathologique.
 NEVEU-LEMAIRE. Parasitologie.
 PHILIBERT..... Bactériologie.

IV. — AGRÉGÉS CHARGÉS DE COURS DE CLINIQUE ANNEXE

A TITRE PERMANENT

MM.		MM.	
ALAJOUANINE.	} Clinique médicale.	BASSET.	} Clinique chirurgicale.
AUBERTIN.		BROCQ.	
BRULÉ.		CADENAT.	
CHABROL.		GATELLIER.	
CHIRAY.		HEITZ-BOYER.	
DONZELOT.		MOURE.	
DUVOIR.		QUENU.	
LIAN.		SCHWARTZ.	
VALLERY-RADOT		VELTER.	
(Pasteur).			
SÉZARY.			

MM.	
ÉCALLE.	} Clinique obstétricale.
GUÉNIOT.	
LE LORIER.	
LÉVY-SOLAL.	
METZGER.	

V. — CHARGES DE COURS

MM.	
CHAILLEY-BERT, agrégé	Éducation physique.
LEDOUX-LEBARD	Radiologie clinique.
PHILIBERT, agrégé	Microbiologie.
WEIL-HALLÉ	Puériculture.
RUPPE	Stomatologie.

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'Ecole a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées, doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE

Je dédie ce modeste travail.

A MON « TONTON »

*Que ce terme familier reste ici le symbole
de ma très grande reconnaissance pour
celui dont les témoignages d'affection ont
nourri mon enfance et qui m'a servi de
père jusqu'à l'abnégation.*

A MA MÈRE

*Qui a fait de sa vie un incessant sacrifice
pour embellir la mienne et l'orienter sur un
chemin où je puisse mettre en pratique
l'exemple de ses vertus.*

*Mon amour filial me guidera sur la voie
qu'elle m'a tracée.*

A MON PARRAIN

*Dont les justes et affectueux conseils
furent toujours pour moi un appui pré-
cieux.*

MEIS ET AMICIS

A M. LE PROFESSEUR L. TANON

Professeur d'Hygiène et de Médecine préventive
à la Faculté de Médecine
Membre du Conseil supérieur d'Hygiène
du département de la Seine
Membre de l'Académie de Médecine
Officier de la Légion d'honneur

En respectueux hommage pour l'honneur qu'il nous a fait en acceptant la présidence de notre thèse.

A MES MAITRES
DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE MARSEILLE

A MES MAITRES
DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

De la Physiologie des Poches Aériennes

dans leur rapport

avec le vol des oiseaux

AVANT-PROPOS

Les temps ne sont plus où la médecine se cantonnait dans sa définition étroite d' « Art Médical ».

Science aujourd'hui, elle élargit ses cadres dans lesquels elle englobe peu à peu toutes les sciences. La biologie et la physiologie comparées, l'étude de la vie chez l'animal, lui ont fait faire des progrès tels qu'il n'est plus aujourd'hui besoin de le démontrer. Tel fait isolé de physiologie animale, étudié sous un jour purement spéculatif, se révèle bientôt fécond en déductions pratiques.

C'est pourquoi, par ce présent travail, nous ne croyons pas sortir des cadres de la grande biologie universelle, incluse pour sa part dans le vaste sein de la Science médicale.

INTRODUCTION

Au seuil de cette étude nous jugeons utile, exposant une conception nouvelle d'un fait diversement expliqué jusqu'alors, de donner une idée d'ensemble de la question, et de la façon dont nous allons la conduire.

Dans la morphologie si spéciale de l'oiseau, il existe ce que l'on a appelé sacs ou poches aériennes. (Qu'il soit bien entendu ici que nous emploierons indifféremment l'un ou l'autre terme comme synonymes.) Leur description en a été faite anatomiquement et histologiquement depuis très longtemps (Cf. Coiter, 1573 ; Harvey, 1651 ; Peranet, 1666 ; Méry, 1672 ; Camper, 1773 ; Hunter, 1774 ; Merrem, 1783 ; Girardi, 1784, Sappey, 1847 ; Colas, 1825 ; Jacquemin, 1836 ; Marey, 1870 ; Campana, 1873 ; Roché, 1890 ; Juillet, 1912, et bien d'autres qu'il serait long d'énumérer).

Mais si l'on s'accorde aujourd'hui sur leur anatomie et leur structure, on ne semble pas être arrivé à expliquer leur utilité et leur rôle sans quelques difficultés et quelques contradictions. Les explications données sont loin d'ailleurs de nous satisfaire pleinement, les unes comme les autres. C'est pourquoi, appuyés sur les constatations des faits et l'expérience, nous avons décidé de reprendre cette partie de la

question entièrement, en l'envisageant sous un jour nouveau.

I. — a) Nous verrons d'abord, et d'emblée, les explications que l'on a données à l'existence de ces poches, en les exposant sans prendre parti.

b) Nous décrirons ensuite succinctement leur anatomie pour voir si quelque fait semble venir appuyer les hypothèses émises, et souligner les points sur lesquels nous étayerons notre conception.

c) Nous chercherons alors ce qu'il faut penser des théories existantes en étudiant les points qui fournissent une explication réelle, ou qui ne sont au contraire qu'une peu plausible hypothèse.

d) Puisque nous étudions en somme l'intervention des poches aériennes dans le vol, nous serons amenés à faire l'étude du rôle des ailes dans celui-ci.

II. — a) Nous commencerons notre étude par l'exposé de quelques expériences que nous avons jugé utile de faire, et par quelques notions de physique utiles au sujet.

b) Enfin, nous conduirons notre raisonnement personnel, aidés par les constatations qui auront découlées de celles-ci, toutes aisées à reproduire et facilement contrôlables.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I

Les théories.

1. — Quel chercheur de tous les temps ne s'est pas penché sur le problème passionnant du vol.

Le téméraire Icare ne fut-il pas l'illustre et malheureux précurseur de nos modernes aviateurs ? Nous ajouterons même qu'il se plaçait à proprement parler plus près de la réalité physiologique qu'aucun ne l'a jamais été.

Ce chapitre des sciences humaines a ceci de particulier que les esprits les plus divers lui ont apporté leur contingent d'attention. Il n'est que de citer, par exemple, le célèbre peintre Léonard de Vinci, qui publia même ses réflexions personnelles dans son ouvrage : *Codice sul volo degli ucelli et varæ altre materie*.

Dans l'histoire de tous les siècles nous retrouvons le souci perpétuel de rivaliser avec l'oiseau.

Mais, las enfin sans doute d'un éternel insuccès, l'homme en est arrivé peu à peu, sur le terrain scien-

tifique, à étudier de plus près l'anatomie complexe de celui-ci.

Il l'a disséqué, photographié en vol, mesuré, comparé à lui-même à travers ses sous-groupes, et a essayé d'expliquer au moins, s'il ne pouvait l'imiter, les raisons de sa sustentation.

L'étude des ailes fut évidemment, de toutes, celle qui fut le plus poussée. Nous en verrons les conclusions actuelles.

2. — La question qui nous préoccupe est de chercher si l'on a fait jouer, peu ou prou, un rôle aux poches aériennes dans les phénomènes du vol.

Ah ! que de soucis a donné aux zoologistes cette partie si importante de l'oiseau et si particulière à son ordre ! Pourtant elles sont là, s'immissant entre les muscles, sous les ailes, se prolongeant dans les cavités osseuses, occupant autant de place dans le corps même que les organes vitaux, d'autant plus importantes que l'oiseau est meilleur voilier. Alors ? quels rôles jouent-elles et quelles explications peut-on fournir sur leur utilité ?

3. — Il semble que la théorie la plus ancienne, et la plus simpliste à la vérité, soit celle qui assimilait l'oiseau, en partie tout au moins, à un aérostat. Devons-nous y voir l'influence des retentissantes expériences des Montgolfiers sur les propriétés ascensionnelles de l'air chaud ? Proie facile dont se seraient emparés quelques esprits avides d'explication à tout

prix ; ou engouement passager pour une vogue facilement explicable par les répercussions profondes qu'a eu la fameuse expérience ? Les poches sont emplies d'air, l'air est chaud, c'est-à-dire à la température de l'oiseau, qui est évidemment supérieure à la température extérieure, donc tendance à l'ascension. Ce syllogisme désormais en discrédit ne nous retiendra pas plus ici.

4. — Plus intéressantes sont les explications de Sappey, Brandt, Campana, Max Baer, et enfin Juillet en 1912. Ce dernier, se basant sur l'existence de bronches afférentes et efférentes, en fait des adjuvants de la respiration pulmonaire.

Ici, si la théorie est celle qui prévaut actuellement, elle n'en a pas moins été tantôt critiquée, tantôt carrément combattue,

Voici en bref l'exposé de Juillet :

L'air pénètre dans les grosses bronches ; de là, comme nous le verrons plus loin en étudiant l'anatomie des poches, il pénètre par les bronches afférentes dans les sacs aériens qu'il remplit. Ici les poches ne jouent qu'un rôle de réservoir, d'entrepôt d'air, car leurs parois ne contiennent aucun capillaire respiratoire, et ne sauraient leur prêter un but vicariant. Puis, l'air retourne aux poumons par les bronches efférentes et de là au dehors.

C'est à dessein que nous n'avons pas mentionné ici par quel mécanisme se faisait cette aspiration et ce rejet d'air par les poches.

En effet, après les expériences de Soum, il semble assez difficile de faire jouer un rôle important aux contractions alternatives des poches, puisque, celles-ci étant ouvertes, l'animal ne meurt pas.

Mais Juillet conserve son hypothèse : « Les expériences de Soum (1896) montrant que l'on peut ouvrir les sacs pulmonaires sans tuer l'animal, ne prouvent point du tout que les sacs ne servent pas à injecter l'air destiné à la respiration. Mais elles montrent plutôt que l'air peut passer à travers le parenchyme pulmonaire sans l'intervention de leur resserrement ou de leur dilatation alternatifs » (A. Juillet. Thèse, 1912, p. 287).

Nous bornant à un exposé, nous citons au passage que Siefert dénia tout rôle de ventilation pulmonaire aux poches, et par conséquent s'inscrivit en faux contre la théorie de Juillet.

5. — A côté de cette conception actuellement admise, une foule d'autres se sont accoudées : Rôle de « cornemuse » dans le chant, les réserves d'air seraient utilisées à pousser le cri ou à soutenir la sérénade ; Rôle dans le mécanisme de l'effort musculaire ; Rôle d'allègement (?) de l'oiseau. C'est particulièrement pour les os que cette dernière idée a pris cours. Pour le corps, on a parlé de diminution du poids spécifique apportée par la réplétion des sacs. Rôle enfin, pour certains oiseaux, de soutien du cou quand celui-ci est tendu pendant le vol.

Quoi qu'il en soit, ces diverses interprétations

donnent au rôle des sacs des buts pour le moins variés et disparates.

6. — C'est donc à ce stade qu'en est présentement l'étude physiologique des sacs aériens et les fonctions qui leur ont été attribuées.

Nous avons voulu, entrant d'emblée dans le sujet, exposer ce qui a été dit. Ce ne sera pas une réfutation à proprement parler que nous nous proposons d'en faire ici, mais bien d'envisager la question et de la construire entièrement sous un angle tout à fait différent.

Nous croyons que les poches aériennes, si importantes chez certains oiseaux, ne variant pas proportionnellement au volume plus ou moins faible des poumons, mais proportionnellement à la capacité de vol, ont un rôle beaucoup plus important et méconnu dans celui-ci.

CHAPITRE II

Notions anatomiques.

1. — Nous n'allons pas refaire, et cela serait bien inutile, l'anatomie complète de l'oiseau. Pas davantage la description totale, histologique et microscopique, de son poumon. Juillet, Vialleton, R. et E. Perrier, Bohn, etc..., en ont fait des descriptions détaillées que l'on pourra consulter. Nous voulons simplement exposer la question de la morphologie sous le jour le plus simple possible pour mettre en main aisément les quelques éléments nécessaires au développement de cette étude.

Nous empruntons l'essentiel de cette description à la thèse de Juillet (1912) dont les travaux sont les plus complets à ce sujet, et à Vialleton qu'il y cite.

2. — C'est vers le huitième jour qu'apparaît la première ébauche des sacs aériens, particulièrement celle du diaphragme antérieur. Mais ces ébauches ont d'ores et déjà une disposition toute particulière : « En effet, comme l'a fait remarquer Bertelli (1905), ces ébauches s'enfoncent plus ou moins profondément dans la lame mésenchymateuse qui constitue le diaphragme primaire et s'y développent ultérieurement

d'une manière prépondérante. Dans ce développement la partie cavitaire des sacs repousse au devant d'elle une partie du diaphragme primaire, tandis qu'elle laisse entre elle-même et le tissu du poumon l'autre moitié du diaphragme primaire qui va constituer le diaphragme définitif » (Juillet, Thèse 1912, p. 306).

Considérons donc que, primitivement, les organes sont entourés d'ébauches musculaires. Première présomption en faveur d'un rôle mécanique qu'ils peuvent être amenés à jouer.

Poursuivant la description de Juillet, nous voyons se former sur les extrémités distales des bronches extra-pulmonaires « les ébauches des sacs cervical, inter-claviculaire, diaphragmatique postérieur et abdominal, se montrant comme des conduits plus ou moins cylindriques ». Puis, de l'extrémité distale des sacs, naissent les « bronches récurrentes » qui se dirigent, pour s'y anastomoser, vers les petites bronches intra-pulmonaires.

Par cette disposition embryologique, la naissance des bronches récurrentes, Juillet a étayé l'idée du trajet futur de l'air à l'intérieur des sacs. Il y pénétrera par la bronche afférente (canal direct) et en ressortira par les bronches efférentes, pour arriver dans les bronches intra-pulmonaires.

3. — Voyons maintenant, avec l'anatomie de l'adulte, ce que sont définitivement ces sacs. Nous ne saurions mieux faire que d'emprunter la description résumée qu'en fait Vialleton (1910) citée par Juillet.

« Les sacs aériens s'étendent d'une part entre le diaphragme définitif contre lequel ils s'appliquent étroitement par leur face dorsale qui se confond avec lui et que leur épithélium tapisse, d'autre part ils s'accolent aux parois du corps ou à celles de différents viscères comme on va le voir.

« Les sacs aériens sont au nombre de cinq de chaque côté. On peut les diviser (Bertelli) en trois groupes : un groupe supérieur, contenant deux sacs placés dans la partie craniale de la cavité du tronc (sacs supérieurs) ; un groupe moyen, composé également de deux sacs et un groupe inférieur comprenant un seul sac.

« Les sacs du groupe supérieur sont placés l'un dorsalement, l'autre ventralement. Le sac dorsal, petit, se glisse en avant et, dépassant la clavicule, vient se placer à la base du cou. Les deux sacs droit et gauche de cette paire constituent les *sacs cervicaux* de Sappey. Les deux sacs supérieurs ventraux prennent un grand développement et occupent le côté ventral de la partie antérieure ou craniale du thorax. Ils se moulent sur les viscères contenus dans cette cavité, les entourent et les écartent des parties dont ils étaient primitivement voisins. Ils se réunissent sur la ligne médiane en s'accolant l'un à l'autre, et la lame formée à ce niveau se résorbe, de telle sorte que leurs cavités se confondent en une seule, le *réservoir inter-claviculaire de Sappey* (considéré par lui comme un sac aérien important). La trachée, les gros vaisseaux traversent librement cette cavité dans laquelle ils sont

comme suspendus pour la raison indiquée plus haut. Le réservoir intraclaviculaire émet un diverticule important qui franchit la paroi latérale du thorax et vient s'épanouir entre elle et le muscle grand pectoral. On verra plus loin son rôle dans la respiration pendant le vol.

« Les *sacs moyens* de Bertelli, appelés aussi *sacs diaphragmatiques* (Sappey) sont au nombre de deux de chaque côté. Le *sac moyen supérieur* (*diaphragmatique antérieur*) forme une petite loge quadrangulaire sur les coupes frontales et qui est placée entre la paroi du corps et le péricarde. Le *sac moyen inférieur* (*diaphragmatique postérieur*) plus allongé, le suit en arrière et s'étend assez loin au delà du bord du sternum. Les parois médiales de ces deux sacs sont situées exactement dans le prolongement l'une de l'autre et forment de chaque côté une lame verticale qui s'étend obliquement de la partie moyenne du péricarde en avant jusque vers l'extrémité postérieure du corps. Les viscères abdominaux sont donc refoulés sur la ligne médiane entre ces deux lames qui les séparent en même temps du diaphragme définitif et qui complètent avec ce dernier la paroi de la cavité péritonéale du côté cranial. A cause de cela, on considère ces deux lames comme faisant partie de l'appareil cloisonnant du coelome et on les a comparées au diaphragme. Ce dernier était alors formé chez les oiseaux de deux parties, l'une pleurale répondant au diaphragme pulmonaire, l'autre abdominale représentée par la paroi médiale des deux sacs moyens, et qui a reçu le

nom de diaphragme thoraco-abdominal. Cette dénomination explique l'épithète de « diaphragmatiques » donnée aux sacs moyens qui contribuent par leur paroi médiale à former cette cloison.

« Le *sac inférieur* forme de chaque côté une poche très allongée qui dépasse encore en arrière les sacs moyens postérieurs, et atteint jusqu'aux vertèbres caudales. Il se place à la face ventrale des reins définitifs qu'il sépare des viscères intestinaux sous-jacents. »

En résumé, il existe neuf sacs aériens dont quatre pairs et un impair :

- 1 Sac interclaviculaire,
- 2 Sacs cervicaux,
- 2 Sacs diaphragmatiques antérieurs,
- 2 Sacs diaphragmatiques postérieurs,
- 2 Sacs abdominaux.

Ils communiquent d'une part avec les grosses bronches extra-pulmonaires par les bronches afférentes, et, d'autre part, avec les ramifications bronchiques intra-pulmonaires par les bronches efférentes, sauf pour les sacs cervicaux.

Ils envoient des prolongements divers, intra-osseux et para-musculaires dont nous pouvons donner une idée par ce tableau emprunté à Roché (Thèse, 1890) chez la Cresserelle.

Réservoirs cervicaux :

vertèbres dorsales,
vertèbres cervicales,
côtes dorsales.

Réservoirs claviculaires :

clavicule,
omoplate,
os furculaire,
humérus,
sternum,
côtes sternales.

Réservoirs abdominaux :

os iliaque,
vertèbres lombaires et sacrées,
fémur.

Bien entendu, leur forme et leur volume varie d'une espèce à l'autre. Nous ne ferons pas la longue énumération de tous les types d'oiseaux. Roché a donné une description générale des poches chez leurs différentes sortes. Mais ce que nous soulignerons, c'est le fait unanimement reconnu qu'elles prennent d'autant plus d'importance chez l'animal que celui-ci est plus apte au vol, y est mieux adapté, le pratique d'une façon plus active et plus soutenue (ex. : les migrateurs, les rapaces).

CHAPITRE III

Critique des théories.

1. — Ce fait, que les poches augmentent en grandeur et en quantité proportionnellement à la puissance de vol de l'oiseau, nous avons, avec juste raison croyons-nous, le droit de nous en étonner.

Ainsi les migrateurs, les grands rapaces, les oiseaux au vol puissant et soutenu, vont voir leur volume augmenté considérablement par ces encombrants ballonnets. La nature semblerait donc ici (sans vouloir faire preuve de déterminisme) avoir agi en sens inverse de ce qu'elle a fait pour ses autres espèces, que nous voyons toutes adaptées pour le mieux aux milieux dans lesquels elles vivent.

Pour rançon d'une adjuvance pulmonaire, il serait imposé à l'oiseau un effort supplémentaire important, déterminé par cette masse plus volumineuse à déplacer ; cet effort qui, on le sait, va être égal à la résistance à l'avancement, qui s'exprime par la formule : $R = A S V^2$. C'est-à-dire qu'il sera égal à la surface déplacée multipliée par le carré de la vitesse ! A est un coefficient dépendant de la forme du corps qui se déplace.

Non, il doit y avoir une autre raison à cet accroissement paradoxalement proportionnel à la puissance de vol. Penchons-nous un instant sur les études au tunnel de l'aérodynamisme moderne, voyons les formes effilées et effacées des engins de grande vitesse.

On n'augmente pas inconsidérément le volume d'un corps que l'on veut faire progresser le plus rapidement possible dans un fluide.

Voyons les nombreux et trop connus désastres survenus aux dirigeables. Echecs constants dus à la prise facile donnée aux éléments, tout particulièrement aux courants aériens et au déplacement rapide des vents, par l'énorme masse qu'ils sont contraints de déplacer. Au contraire la plus facile pénétration du racer profilé, fin et compact.

2. — Nous avons dit que nous ne nous attarderions pas à réfuter le soupçon d'explication donné par ceux qui ont vu en l'oiseau une Montgolfière. « Cet air, comme le fait justement remarquer Roché (cf. *ibid.*), bien qu'à une température plus élevée que le gaz environnant, est aussi plus lourd, étant chargé de vapeur d'eau et de gaz carbonique ».

3. — L'aide apportée au chant, à la rigidité du cou, ne peut s'expliquer que pour certaines poches, les moins nombreuses, et pose de nouveaux problèmes sans en résoudre l'essentiel.

4. — Nous avons vu que la thèse la plus solidement assise est celle de l'adjuvance respiratoire.

Il est bien évident que le poumon de l'oiseau, quoique mieux aéré intrinsèquement que celui des autres variétés animales, n'en est pas moins d'un volume relativement réduit.

Nous pensons que ce fut là une idée directrice qui poussa à la recherche d'une aide avoisinante. Avec juste raison, on a pensé que l'air non hématosé ayant pénétré dans les différentes poches, celles-ci ne contenant aucun capillaire respiratoire, était utilisé à son retour dans le parenchyme pulmonaire comme de l'air absolument pur. D'autant plus que, si les bronches afférentes se rendent directement dans les sacs, où l'air arrive intact, les bronches efférentes, elles, renvoient cet air dans les portions mêmes de ce parenchyme où se font les échanges gazeux.

Aussi nous serions mal fondé de nier sans aucune raison valable ce rôle qui semble être bien réel.

Mais, dans la biologie humaine, animale, et végétale, est-il rare qu'à côté d'une fonction découverte à un organe, fonction parfois accessoire, on en démontre un jour une foule d'autres qui étaient pour le moins aussi utiles à l'individu que la première?

La fonction adjuvante des sacs, si elle est un fait qui semble établi, nous paraît ne devoir l'être qu'accessoirement.

Expliquer plusieurs fonctions d'un organe, c'est bien. Mais disperser celles-ci au point de leur assigner des buts protéiformes, sans aucun lien entre elles, ou même se contredisant, donne trop l'impression d'erre-

ments pour faciliter notre agrément. C'est ce groupement que nous nous attacherons à réaliser.

. Et les auteurs ont bien vu cette difficulté, quand il leur a fallu rassembler de façon harmonieuse la totalité des fonctions des diverses poches aériennes. Si elles sont un adjuvant respiratoire ou autre, pourquoi certaines seulement et pas les autres? Pourquoi cet organe, si analogue à lui-même dans ses différentes parties, se prête-t-il suivant les cas à des adjuvances dissemblables? Et pourquoi n'aurait-il pas, tout d'abord, sa fonction propre à lui-même, son rôle personnel à jouer, auquel contribueraient solidairement ses diverses parties, quelles qu'elles soient?

Il faut bien convenir de ces étrangetés anatomiques qui passeraient presque pour des monstruosités, à l'instar d'un être possédant plusieurs poches gastriques, dont l'une d'elles servirait manifestement à la digestion, et dont les autres, de part leur défaut de communication soit avec l'intestin, soit avec l'œsophage, auraient un rôle incompréhensible. Monstruosité s'il s'agissait d'un sujet unique, mais à qui l'on chercherait une explication rationnelle si ce fait était généralisé.

On n'a pas manqué d'essayer de donner quelques explications plausibles qui cadrassent avec la physiologie déjà énoncée.

Mais l'esprit n'est guère satisfait de l'hypothèse émise, quand Juillet par exemple semble obligé de considérer, pour les cervicales, qu'elles seraient destinées uniquement à la ventilation pulmonaire de l'oiseau au repos.

Ainsi le mécanisme devient plus complexe. En vol, utilisation de certaines poches. Au repos, de certaines autres. Là, le pourquoi ? que l'on ne peut manquer de se poser paraît sans réponse.

Non, si c'est pour les poches principales une explication rationnelle, ce n'est pas, pour celles-ci comme pour les autres, certainement « toute » l'explication.

Sans aller avec Siefert jusqu'à nier tout rôle efficace des sacs dans la respiration pulmonaire (nous avons vu que cela paraissait très vraisemblable), nous trouvons cependant à cette explication quelques points trop vulnérables :

a) D'abord, nous avons vu Soum ouvrir les sacs sans tuer l'animal. Ils ne sont donc pas indispensables à la respiration. Qu'ils se contractent ou non, à ce moment, ils ne deviennent que d'une faible utilité pour le poumon. Il est facile de concevoir que l'air entre et sort plus facilement par la plaie béante que par les petites bronches des poches.

b) Certaines d'entre elles, les *diaphragmatiques postérieures*, par exemple, ou les *abdominales*, sont bien loin du poumon qu'elles doivent aider, mais surtout, celles des os qui se terminent en culs-de-sac n'ont guère l'occasion de renouveler leur contenu en air frais. Dans ces dernières, l'air qui y a pénétré ne peut plus guère que se trouver soumis à des variations de pression locales, sans qu'il puisse effectuer des mouvements de balayage alternatifs.

c) Les poches, nous l'avons vu, sont par leur im-

portance et leur capacité disproportionnées avec le volume pulmonaire.

Chez le pigeon domestique, par exemple, elles sont environ dix fois supérieures en volume à celui des poumons. Elles peuvent acquérir des proportions plus grandes encore. Chez une Cresserelle de 150 gr. Roché donne des rapports de 92 cmc. pour 1 cmc.

Elles seraient alors un accessoire plus important (et plus encombrant !) que la machine.

Elles n'enverront d'ailleurs jamais plus d'air aux poumons que ceux-ci peuvent en contenir.

Ou bien, passant trop rapidement au travers de ceux-ci, les échanges devraient se faire avec une rapidité inconcevable pour être efficaces sur la plus grande partie de la quantité d'air.

Leur accroissement chez les espèces, non plus, ne se fait pas proportionnellement à la diminution de la masse pulmonaire, comme cela devrait être, qui reste sensiblement dans les mêmes rapports de volume avec le corps, mais proportionnellement nous le savons à la capacité de vol.

Nous voyons trop que c'est là, dans le vol, que doit être l'explication.

d) Ce serait faire feu de tout bois de remarquer qu'il n'est guère d'exemple d'hématose à l'expiration. Mais nous notons simplement ceci pour appuyer une fois de plus cette idée que, cette hématose expiratoire, utile en soi sans doute, ne doit pas être cependant tout le problème.

e) Enfin, si nous voulons remarquer les conditions

de vie de l'oiseau, hôte des régions à air pur par excellence, des espaces dépourvus des gaz noscifs, lourds, dont notre atmosphère s'encombre plus facilement que la leur, diminuant d'autant notre ration quantitative et qualitative d'oxygène, nous devrions bien nous dire que c'est nous, pauvres rampants, que la nature aurait dû favoriser sur ce point !

Si nous nous sommes attardés sur cette question d'adjuvance respiratoire, et si nous l'avons critiquée, ce n'est pas, encore une fois, pour la combattre ou la nier, mais pour montrer son insuffisance à nous satisfaire à elle seule.

5. — Et la pneumaticité des os, dans ce cas, quel rôle va-t-on pouvoir lui attribuer ? Nous avons vu qu'il n'est guère plausible qu'elle intervienne dans l'hématose ; l'air emmagasiné y étant nécessairement cloîtré et peu apte à se déplacer.

Oui, sans doute a-t-on parlé de nécessité d'alléger la charpente osseuse. Ces poches seraient donc là, pour diminuer le poids des os.

Outre que cette hypothèse fait cette fois encore jouer un rôle à part à une partie seulement de l'ensemble des sacs, il nous paraît plutôt étrange que l'on puisse alléger un objet en lui ajoutant quelque chose, ce quelque chose fut-il de l'air, qui n'en est pas moins pesant.

Non seulement, nous ajoutons de l'air, mais en outre les membranes qui le contiennent. En outre, cet air sera plus lourd que l'air atmosphérique, pour quan-

tités de raisons. Nous avons vu avec Roché qu'il était chargé de vapeur d'eau et de gaz carbonique. En outre, il est comprimé, si peu cela soit-il, ne serait-ce que par les mouvements alternatifs des poches avec lesquelles communiquent les diverticules osseux.

Enfin nous apportons là encore un nouveau volume. Donc plus d'encombrement, plus de difficulté au déplacement.

D'ailleurs, si c'était là, une nécessité absolue et indispensable, comment voleraient les oiseaux aquatiques qui en sont pour la plupart complètement dépourvus ?

6. — Nous avons vu employer à plusieurs reprises le terme « oiseau avion ». Nous mentionnons la phrase de Rémy Perrier : « L'oiseau reste plus lourd que l'air, c'est un aéroplane, non un ballon. »

S'il est évident que l'oiseau soit un peu plus lourd que l'air, cela paraît l'être moins qu'il soit un simple aéroplane.

Il ne faut pas oublier que nous étudions un organisme vivant, doué d'une physiologie d'être vivant, et qui se comporte biologiquement comme aucun appareil mécanique ne le fait.

Quelle étincelle initiale présida à la naissance de la conception du plus lourd que l'air, de l'avion.

Nous savons que c'est de l'observation du cerf-volant que naquit la première idée de faire voler un appareil de plus grande densité que l'air atmosphérique.

Nous passerons rapidement sur les planeurs qui ne

peuvent nous retenir longuement, puisque leur manie-
ment et leur conduite dépendent de trop de considéra-
tions extérieures à eux-mêmes.

L'oiseau passe au stade de planeur par l'immobili-
sation de ses plans (ailes) et dans cette circonstance
particulière de son vol il agit comme lui, et est soumis
à ses mêmes lois. C'est le cas pour les « Voiliers com-
muns » (cf. p. 33) qui, ainsi que le fait remarquer
Bouasse (*Résistance des fluides*, 1928) « ne rament
qu'exceptionnellement, d'un vol lourd qui les fatigue
très vite. Leurs ailes sont conformées pour profiter des
vents ascendants de manière à atteindre les plus
grandes hauteurs sans ramer ».

Mais est-ce à dire qu'ils ne doivent rien tirer du mou-
vement de leurs ailes ? Loin de là, elles leur sont très
souvent nécessaires : « Au reste, les voiliers doivent
ordinairement prendre le vent en ramant » (*Bouasse*,
cf. *ibid.*).

Donc ceci, ce vol passif, ne nous attardera pas puis-
qu'il est expliqué par les mêmes lois qui régissent la
sustentation des planeurs.

Ce qui nous occupe c'est le vol réel, actif.

Or, l'avion progresse par la traction de son hélice,
et est sustenté par la composante qui naît de cette force
de traction et de la résistance opposée par l'air sur la
partie inférieure de ses plans *immobiles*. Il ne saurait
se passer de cette traction sans retomber immédiate-
ment dans la catégorie planeur, et, comme lui, voir
fatalement et nécessairement arriver une fin rapide à
la possibilité de ses évolutions.

L'oiseau est loin de lui ressembler. Il apporte sa force sustentatrice, propulsive et ascensionnelle en lui-même. Il n'est que de regarder un oiseau se poser sur une branche, ou hésiter entre deux grains sur le sol, pour voir qu'il est capable de se maintenir en l'air d'une façon pour ainsi dire statique, sans qu'il lui soit nécessaire d'être tracté en avant. La possibilité d'ascension et de descente quasi verticales lui est permise. L'avion n'en a pas le droit.

L'avion est propulsé, d'abord ; sustenté, ensuite.

L'oiseau est sustenté, d'abord ; propulsé secondairement.

CHAPITRE IV

Du rôle des ailes.

Evidemment, puisque dans le vol actif interviennent les mouvements des ailes, il est de toute logique de faire une rapide étude de la façon dont elles s'y comportent.

De nombreux auteurs se sont occupés de la question du rôle des ailes dans la propulsion et la sustentation de l'oiseau.

Nous en donnerons ici un exposé en nous inspirant des travaux de Bouasse (*Résistance des fluides*, 1928).

Il existe d'abord une grande catégorie d'oiseaux pour qui les mouvements alternatifs des ailes se manifestent pendant la presque totalité de leur vol. Pour cette raison on les a appelés les « *Rameurs* » dont le type est le Faucon. Ils représentent en quelque sorte l'état dynamique par excellence de l'oiseau, cet état type que nous nous sommes proposés d'étudier, et dont les autres non rameurs sont toujours contraints, malgré tout, de faire usage.

Une seconde catégorie comprend les « *Voiliers communs* ». Ceux-ci, nous l'avons dit, se servent davantage des conditions dynamogènes de l'air qui les entoure

que de leur propre force personnelle. Ils sont les statiques du vol, les profiteurs des courants et des vents. Mais, pour être devenus des planeurs momentanément, ou tout au moins le plus longtemps qu'ils peuvent user de cet état, il n'en est pas moins une nécessité pour eux de mouvoir leurs ailes ; tantôt pour quitter le sol, l'arbre, le rocher ; tantôt pour aller à la recherche de la force ascensionnelle du courant qui va les porter.

Et d'ailleurs cette division n'est pas essentiellement étanche entre voilier et rameur : « Les attributions des voiliers et des rameurs ne sont pas exclusives : tous les oiseaux sont capables de tous les genres de vol ; mais ils les pratiquent avec plus ou moins d'adresse et se spécialisent dans le mode le mieux adapté à la conformation de leurs ailes, ou, ce qui revient au même, à leur condition d'habitat et de chasse. *Au reste, les voiliers doivent ordinairement prendre le vent en ramant* » (Cf. Bouasse, *ibid.*)

Enfin, il existe les « *Voiliers saillants* », tels l'Epervier et le Vautour, qui « se distinguent des voiliers ordinaires par la faculté de faire, dans un court espace, une diligence extraordinaire au moyen d'une espèce de saut. Ce saut paraît composé d'un élancement qui part de la plante des pieds, puis, d'une forte et brusque contraction des ailes. Le saut montant exige le plus d'effort et ne porte que sur 12 à 14 mètres : le saut de niveau ne va guère plus loin » (*ibid.*).

Ceci vu, et, somme toute, l'étude du vol revenant forcément d'abord à celle du temps moteur, voyons comment les ailes se comportent.

Il est rationnel de regarder en premier lieu l'oiseau au départ, au moment de l'essor.

Il lui faut prendre une certaine vitesse initiale. Il y arrive par plusieurs procédés : « En sautant (Poules, Perdreaux, Cailles), en courant (Grues, Cigognes, Aigles), en se laissant tomber d'une branche, d'un rocher (Martinet, Condor). » (Cf. *ibid.*)

Puis, quand il est lancé, il va faire subir à ses ailes des mouvements alternatifs de haut en bas et de bas en haut.

Mais la face inférieure des ailes dans ce mouvement, ne regarde pas franchement en bas. Elle est orientée en bas et en avant, de telle façon qu'elles semblent jouer autour d'une charnière dont l'axe serait incliné de haut en bas et d'avant en arrière.

La photographie et les prises de vue cinématographique de l'oiseau en vol, nous ont révélé que les ailes ont des mouvements d'une amplitude bien supérieure à celle que nous nous figurons au simple coup d'œil.

En effet, l'extrémité distale de l'aile dans sa position extrême d'abaissement se trouve placée sensiblement en dessous et en avant de la tête de l'oiseau. De même, à la fin de leur trajet au-dessus du corps, elles se trouvent au-dessus et parfois en arrière de la queue. Ces deux positions en avant de la tête et en arrière de la queue résultent de l'obliquité de la charnière.

Ainsi, dans les mouvements descendants, les ailes battent l'air qu'elles compriment au-dessous d'elles, et c'est par ce fait, résistance de l'air sous leurs plans, que l'on explique la sustentation.

L'expérience montre que, dans leurs mouvements de haut en bas, les ailes, non seulement s'appuient sur les couches d'air qui sont au-dessous d'elles, mais encore en chassent une partie en arrière de leur bord libre postérieur. Cette chasse, que l'on pourrait comparer à l'échappement d'une fusée, produit la propulsion.

En réalité, ce mouvement de propulsion est assez complexe, et comparable à celui d'une godille (Cf. Bouasse, *ibid.*). Son étude ne saurait être envisagée plus longuement ici sans déborder les cadres de ce sujet.

Ces quelques notes nous renseignent suffisamment sur ce que l'on pense de la dynamique du vol. Nous y voyons que seules les ailes ont été mises en cause et étudiées. Nous verrons qu'elles laissent quelques lacunes, et que l'on comprendra mieux pourquoi ce rôle des ailes est réellement efficace, quand on aura constaté qu'elles peuvent y être puissamment aidées par ces organes dédaignés : les sacs aériens.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE I.

Données expérimentales.

1. — Il nous a paru indispensable, avant d'aborder l'étude proprement dite que nous voulons faire, d'exécuter quelques expériences sur l'animal et, les rassemblant toutes, en appuyer notre conception.

D'abord, il est utile de connaître le volume global des poches aériennes. L'oiseau dont nous nous sommes servi est le pigeon domestique. La mensuration des sacs-aériens est un problème assez délicat. En effet, la première idée qui vient à l'esprit est d'injecter un liquide quelconque dans ceux-ci avec une seringue graduée et d'en noter le volume. Mais si les poches antérieures sont faciles à remplir par ce procédé, les postérieures, et surtout les cavités osseuses, contenant nécessairement de l'air, vont s'opposer à la pénétration du liquide. On ne peut songer à injecter tous les sacs séparément, ce qui, outre l'impossibilité qu'il y a à les repérer exactement sur le pigeon entier, se crèvent à la moindre pression intérieure sur le pigeon ouvert.

Aussi, nous avons pensé qu'une injection trachéale faite dans certaines conditions pouvait nous donner une première approximation (péchant par le moins) que nous rectifierions par le procédé que nous verrons plus loin.

Donc, le pigeon étant décapité et la trachée aisément découverte grâce à sa consistance ; un aide baisse les ailes de celui-ci et le comprime de façon à chasser le maximum d'air. Ensuite, tandis que l'aide relâche peu à peu son étreinte, on fixe la seringue à l'embout préalablement attaché à la trachée, et on injecte lentement le liquide.

Nous sommes arrivés par ce moyen à faire pénétrer 50 cmc. d'eau, alors que, sans comprimer l'animal et relâcher insensiblement l'étreinte durant l'injection, arrivés à 45 cmc. l'eau reflue dans la seringue sous l'influence du gaz comprimé.

Evidemment ce procédé d'investigation n'est qu'approximatif. Aussi, n'ayant vu chez aucun auteur utiliser le procédé que nous avons employé, nous allons l'exposer ici.

Dans un bocal de 5 à 6 litres nous mettons une quantité d'eau que nous jugeons suffisante pour recevoir le corps de l'oiseau quand celui-ci y sera plongé. Nous notons ce premier niveau sur un double décimètre fixé verticalement dans le bocal. Appelons-le A. Puis nous y plongeons l'animal entier que nous maintenons un moment au fond, de façon à ce qu'aucune partie de son corps ne dépasse le niveau. A la trachée est fixé, par l'intermédiaire d'un embout de seringue,

un tube de caoutchouc attaché aux parois du vase, de façon à ne pas entrer ou sortir plus ou moins de l'eau. L'appareil qui tient l'animal au fond du vase est une simple pincette de foyer, dont nous verrons le rôle, et dont on marque le niveau qui affleure à la surface de l'eau.

Quand le pigeon se trouve immergé, et que la surface du liquide est reposée, on note la dénivellation B. Il suffit de ramener le niveau du liquide en A en l'aspirant avec une grosse seringue graduée pour avoir le volume du corps de l'animal (512 cmc.).

A ce moment, si on aspire dans le tube de caoutchouc fixé à la trachée, on ne constate presque jamais de dénivellation notable. Ce qui prouve en réalité, non pas qu'il n'y a pas trace d'air résiduel dans les sacs, mais probablement que les parois bronchiques de la profondeur s'accolent entre elles par le fait de cette aspiration.

Ce qui le prouve bien, c'est que, si on comprime le corps de l'animal entre les branches de la pincette, non seulement le niveau liquide baisse de quelques millimètres, ce qui pourrait être somme toute le résultat de la compression globale du pigeon, mais un manomètre à eau, fixé à l'autre extrémité du tube de caoutchouc, s'abaisse nettement dans la branche à laquelle ce tube est relié.

Ainsi l'existence de l'air résiduel est prouvée. Mais ce qui nous intéresse c'est la mensuration des poches.

Pour cela, le niveau liquide étant en A, nous soufflons dans le tube de caoutchouc de façon à déplier

doucement les poches et à les remplir d'air. Il est évident que là aussi nous nous plaçons dans des conditions qui ne sont pas réalisées chez le vivant et que le chiffre moyen à retenir est livré à une interprétation personnelle. La limite de « gonflement » pour le pigeon de 512 cmc. a été de 120 cmc. Ce qui, naturellement, n'est pas réalisé à l'état normal. Mais c'est sans effort que nous avons insufflé 90 cmc., ce qui doit être un chiffre voisin de la réalité.

Ici, une difficulté de l'expérience si l'on travaille sur l'oiseau décapité consiste en l'ouverture des sacs cervicaux d'où l'air peut s'échapper. On arrivera facilement à y obvier en introduisant dans la trachée un long embout de seringue dans le genre de ceux employés pour aspirer les solutions huileuses, et en liant autour d'elle, en bloc, avec un cordon, tous les organes cervicaux, qu'il faudra d'ailleurs aller chercher profondément, ceux-ci se rétractant dès l'incision du cou.

Bien entendu on pourra nous objecter que ces expériences ne peuvent être d'une très grande précision ; mais nous pensons qu'il est aussi probable que l'on approche de la vérité en appréciant à la bouche, durant l'insufflation, l'état moyen probable de distension des sacs, qu'en les moulant avec un liquide ou un solide qui les distendront aveuglément et nécessairement les léseront plus que de l'air, auquel ils sont accoutumés.

Nous avons donc apprécié à 90 cmc. approximativement le volume global des sacs, ou plus exactement

celui de l'air que nous y aurons insufflé. Mais nous avons vu qu'il demeurait au fond des sacs une certaine quantité d'air. Pour l'apprécier plus exactement nous avons tout simplement fait passer l'extrémité du tube de caoutchouc sous une éprouvette pleine d'eau renversée sur une cuvette. En comprimant manuellement l'oiseau nous avons ainsi expulsé environ 4 cmc. de gaz.

2. — Nous tenions également à apprécier ce qui se passait dans les sacs au moment du vol. Pour cela, sur le pigeon préparé comme précédemment, nous avons réuni l'extrémité du tube à un manomètre à eau. Puis, nous avons d'abord porté les ailes très en bas et très en avant, en prenant bien soin de ne pas comprimer avec la main le corps de l'oiseau. Donc, les ailes étant tirées en bas et en avant, le simple fait de les relâcher, et avant même qu'on les fasse remonter, produit dans la branche du manomètre réunie au tube une ascension du liquide, prouvant qu'à cet instant il se fait déjà une aspiration dans les poches. Les ailes emmenées ensuite dans leur position supérieure maxima, on note une dénivellation entre les deux branches de 5 cm. d'eau environ. Sensiblement la même est la pression inverse constatée en baissant les ailes à nouveau. Mais ce qui est à remarquer ici encore, c'est que la variation de niveau se produit dès l'instant où l'on relâche un peu les ailes. Preuve qu'il se passe le même phénomène les ailes étant en haut ou en bas, qui consiste en ce que, le rejet d'air dans

un cas, l'aspiration dans l'autre, commencent à se produire dès le début du mouvement des ailes.

3. — Là encore les phénomènes n'étaient peut-être pas exactement superposables à ceux qui se produisent chez l'oiseau vivant, mais il est de toute évidence que si l'on a fait des erreurs de pression on ne peut en avoir fait dans l'expression du *sens* de celles-ci. Néanmoins il était utile de les constater chez l'oiseau vivant. Mais là des difficultés considérables surgissent : on ne peut mesurer l'air émis par la trachée, car sur le vivant il y a en plus les phénomènes respiratoires eux-mêmes qui jouent. Quant à prendre la pression des poches simultanément, en transformant l'oiseau en une pelotte d'épingles (9) il n'y faut pas songer pour les mêmes raisons de difficulté de repérage. On n'est jamais bien sûr que l'on a pénétré dans la poche que l'on désire, et, pis, d'être simplement bien dans une poche. Nous y avons obvié encore par un procédé palliatif mais sans doute suffisant. Nous avons poussé une aiguille du type intra-musculaire de façon à atteindre la région la plus riche en sacs pour avoir le maximum de chance d'en atteindre au moins un. D'ailleurs, trois expériences consécutives ayant donné des résultats approchants, il est probable que, même si l'on se trouve dans un sac quelconque, ou peut être encore à côté, on mesure la pression intérieure thoracique, qui est forcément la même que celle des différents sacs. L'endroit de la ponction est situé en arrière des dernières côtes, au milieu de leur longueur, légèrement oblique d'arrière en avant.

Là, les oscillations manométriques sont extrêmement difficiles à apprécier étant donné le mouvement rapide des ailes. Toutefois elles se révèlent identiques en direction à celles de l'oiseau mort, mais de plus très variables en intensité avec les forces de contractions ou le mouvement des ailes.

Il résulte en tous cas un fait certain c'est que :

Les poches se remplissent quand les ailes se soulèvent, *mieux, avant tout début de soulèvement*, elles se vident quand les ailes descendent, *mieux, avant tout début de descente* ; enfin, *il reste toujours à l'intérieur de l'oiseau une petite quantité d'air.*

CHAPITRE II

Notions de dynamique.

1. — Nous avons vu peu à peu se développer sous nos yeux cette idée inquiétante que toutes les explications données aux poches aériennes laissent de vastes lacunes.

Elles semblent soit rayonner autour d'un foyer central, la théorie de l'adjuvance, qui, étant prouvée pour certaines poches, les attire à elle comme pour leur conférer droit de cité (cf. les poches cervicales considérées comme ventilant les poumons de l'oiseau au repos), soit nettement s'en détacher, pour vivre leur vie indépendante et hasardeuse (cf. l'allègement des os, l'oiseau ballon).

Ce que nous avons voulu faire ici, c'est, conservant comme accessoire mais utile le rôle de ventilation des grandes poches, montrer qu'elles forment toutes un ensemble biologique complet, cohérent, unique, indispensable non pas à la vie de l'oiseau mais au rôle auquel il est destiné : le vol.

2. — Pour bien saisir la suite que nous allons donner à nos investigations, il nous faut rappeler

quelques notions élémentaires mais nécessaires de dynamique.

a) On connaît la loi de la chute libre des corps.

Alors que dans le vide il s'agit d'un mouvement uniformément accéléré, par contre, dans l'air, un autre facteur entre en jeu, celui de la résistance de l'air qui se fait rapidement sentir. S'il s'agit d'une vitesse faible, de quelques centimètres par seconde, la résistance est proportionnelle à la vitesse multipliée par la surface projetée du corps suivant son axe de progression, c'est ce qu'exprime la formule : $R = ASV$.

Mais si la vitesse atteint et dépasse un mètre seconde, c'est-à-dire 3 km. 600 à l'heure (vitesse prodigieusement inférieure à la vitesse de progression de l'oiseau le plus faible), la résistance qu'il faudra vaincre est proportionnelle à la surface multipliée par le carré de la vitesse. C'est ce qu'exprime la formule : $R = ASV^2$.

A étant un coefficient dépendant de la forme du corps (égal à 0,085 pour un plan mince).

Pour donner une idée des vitesses de marche d'un oiseau, nous donnons le tableau de Marey, cité par Bouasse.

	Mètres/seconde	Km./heure
Caille	17	61
Pigeon	27	97
Faucon	28	101
Aigle.....	31	111
Hirondelle	67	241
Martinet.....	88	317

b) Si on laisse tomber un corps pesant le long d'un cylindre inscripteur animé d'un mouvement de rotation uniforme, la courbe enregistrée nous montre que l'accélération va en s'accroissant ; de 0 au début, elle augmente peu à peu, mais beaucoup moins dans les premiers centimètres que dans les suivants. Ce fait, retenons-le, est d'une grande importance pour le sujet qui nous intéresse. Puis la vitesse deviendra à un moment donné uniforme. Le corps aura atteint sa vitesse limite. C'est le moment où la force de la pesanteur à laquelle il est soumis est égale à la résistance de l'air qui s'oppose à sa chute. Suivant la formule : $F = P - R$.

c) Prenons une feuille de papier, une feuille de cahier par exemple. Faisons-en dans la main une boule bien tassée, qui tienne dans le poing fermé. Lançons-la au-dessus de nous et regardons-la tomber.

Ramassons sur le sol cette même feuille ; sans l'éta-
ler de nouveau, dégageons-la simplement entre les
doigts, comme si nous voulions rendre flou un mor-
ceau de coton ; qu'elle tienne cette fois dans la main
entr'ouverte, les doigts légèrement fléchis. Répétons
l'expérience, lançons-la en l'air, regardons-la tomber.

Le phénomène est si sensible qu'il n'est pas besoin
de passer par le truchement d'un appareil pour le
constater : la seconde fois elle tombera beaucoup plus
lentement que la première.

Accessoirement on a pu remarquer aussi, que, lan-
cée en l'air avec sensiblement le même effort, elle est
montée moins haut. Elle a conservé le même poids,

mais son volume ayant augmenté, elle se *déplace dans l'air* moins facilement.

Sur un appareil de Morin, les paraboles tracées par leurs chutes montreraient un élargissement considérable de la seconde courbe par rapport à la première.

Cette petite expérience banale et les quelques notions élémentaires précitées, vont éclairer, illustrer et appuyer ce qui va suivre.

CHAPITRE III

De l'intervention des sacs aériens dans le vol actif.

1. — Commençons par suivre pas à pas, en les décomposant, les divers mouvements que fait l'oiseau et les modifications que nous avons vues subir parallèlement aux sacs aériens. Nous établirons automatiquement la liaison étroite qui lie ces deux ordres de faits concomitants.

2. — Les ailes sont élevées et vont s'abaisser.

Soit que l'oiseau soit au départ, soit à un moment quelconque de son vol.

Quel muscle se prépare à entrer en jeu ?

Le grand pectoral.

Celui-ci s'insère d'une part sur l'humérus, d'autre part sur le bréchet qui est un os central, unique, par conséquent qui n'a aucune possibilité de s'écarter de la ligne médiane et de dilater latéralement le thorax.

Le grand pectoral ne s'insérant pas sur les côtes, en se raccourcissant il n'élargira pas non plus celui-ci. Bien plus, attirant fortement à lui l'humérus dans un mouvement d'adduction, celui-ci, étant à ce moment

élevé presque verticalement au-dessus de la ceinture scapulaire, tendra à diriger fortement vers elle son extrémité proximale et, par conséquent, à la refouler vers le thorax.

De son côté, tandis que l'humérus est attiré vers le bas, forcément sollicité par le raccourcissement pectoral, le bréchet va s'élever et comprimer fortement la cage thoracique qui se trouvera en quelque sorte écrasée entre ces deux forces opposées résultant de la contraction d'un même muscle.

Les auteurs s'accordent sur ce fait que ce temps est celui où l'oiseau, ayant à fournir un effort important, tout comme le fait l'homme dans ces conditions, contracte la plus grande partie de sa musculature volontaire. Cette notion est de physiologie courante. Une masse musculaire compacte et ramassée, faisant bloc, facilite l'effort du muscle qui travaille seul.

Devant cette contraction musculaire générale, que deviennent les sacs aériens intra-thoraciques et intra-abdominaux ?

Ils sont pris d'une part entre la contraction des muscles abdominaux et des organes qu'ils refoulent, d'autre part entre le resserrement de la cage thoracique. Les diverticules sacculaires qui s'immissent entre les muscles subissent le même sort du fait de leur contraction :

Ils se compriment. Ils se vident.

C'est ce que l'expérience avait déjà montré, c'est

ce que confirment et expliquent les mécanismes des muscles.

Ainsi il se trouve que, avant même que tout mouvement de descente des ailes soit commencé, ou pendant une fraction initiale de ce mouvement, l'oiseau a déjà en grande partie *expiré*, il a vidé ses poches de l'air qu'elles contenaient, il a par conséquent :

Diminué le volume de son corps d'autant.

Le rapport ailes-corps est donc modifié en faveur des premières qui ont par conséquent gagné en volume sur le second.

Il découle deux faits principaux de ces premières constatations :

A : Les ailes, dans leur mouvement d'abaissement qui va résulter de la suite de l'effort musculaire pectoral que nous avons vu débiter, vont donner au corps de l'oiseau un soulèvement plus aisé parce que :

- a) Il est plus compact, plus maniable.
- b) *Il est diminué de volume.*
- c) *Il opposera de ce fait une prise moindre à la résistance de l'air qu'il va rencontrer pendant cette ascension.*

B : D'autre part, les ailes, dans ce mouvement ascensionnel qu'elles donnent au corps, agissent autour de leurs charnières articulaires comme un levier dont le point d'appui est l'air qu'elles frappent.

Ce levier prenant une plus grande importance sur le corps soulevé, sa tâche s'en trouve ainsi diminuée.

Ce premier stade représente le temps positif de la

sustentation, le temps actif des ailes. Les sacs, s'ils y jouent déjà par leur contraction un rôle efficace, ne présentent pas encore cependant l'importance qu'ils vont prendre pendant le deuxième temps ; l'élévation des ailes.

3. — Nous voici arrivés à la limite d'adduction ; ailes en bas, thorax et abdomen comprimés, poches thoraciques et abdominales vides.

La période ascensionnelle est terminée.

Il est aisé de démontrer, et même de concevoir que l'ascension du corps de l'oiseau a été due uniquement à la force déployée par les ailes en s'appuyant sur les couches d'air situées au-dessous d'elles.

Mais il ne semble par contre guère possible de faire un temps de sustentation de leur soulèvement.

Sans doute, la résistance de l'air au-dessus de l'aile est-elle très légèrement diminuée à cause de la convexité qu'elles affectent. Mais nous connaissons le facteur A par lequel se multiplient ces effets. Nous savons qu'il se chiffre par centièmes décimales (0,085 pour un plan).

Et puis, si la convexité dans le sens du déplacement facilite quelque peu la pénétration, la concavité est loin d'être une forme parfaite et adaptée pour tirer le moins de mal possible des remous et de l'aspiration qui vont s'y former. Elle est capable de détruire à elle seule les bons effets de la convexité supérieure. Nous renvoyons de nouveau ici aux notions d'aérodynamique.

De plus, le déplacement vers l'arrière que va faire l'aile en remontant (voir page 24) (comme d'ailleurs celui qu'elle effectue vers l'avant en descendant) est un nouveau facteur nuisible de résistance.

« Les déplacements de l'aile vers l'avant de l'oiseau quand elle descend, vers l'arrière quand elle remonte, sont automatiques. En un sens ils sont nuisibles.

« Ils résultent immédiatement de l'existence des forces R (Résistance de l'air). L'aile cède partiellement à la résistance de l'air ce qui ne peut être utile au rôle qu'elle doit jouer. Il se peut qu'au point de vue physiologique la cession partielle soit utile comme mettant les muscles dans une position telle qu'ils aient plus de force pour agir ; mais au point de vue mécanique il n'est vraiment pas avantageux qu'un appareil qui doit produire certaines forces obéisse à ces forces, ne serait-ce que partiellement » (Cf. Bouasse, *ibid.*).

En somme, ces forces dépensées à vaincre à nouveau la résistance de l'air au retour, il faut les payer d'une façon ou d'une autre. Sans compter que pendant ce temps-là, la pesanteur va jouer sur tous ces organes.

Les ailes se relèvent plus vite qu'elles ne s'abaissent. C'est exact. Bouasse cite à ce sujet que les rapports de durée des parcours ascendants et descendants, égaux chez le Canard, sont chez la Buse comme 8 à 13.

Mais nous savons que, bien loin de nous être favorable, cette éventualité nous conduit au contraire à une difficulté plus grande. Plus la vitesse d'une surface déplacée croît, plus la résistance de l'air croît. De sorte que pour le cas de la Buse cité au-dessus, si la

résistance de l'air à la descente était multipliée par 64, à la remontée, elle sera multipliée par 169.

Ce n'est donc pas encore ceci qui nous aidera dans notre solution.

Enfin, il est certain que si pendant l'abaissement des ailes le corps de l'oiseau subit une ascension, il s'abaisse aussi un peu pendant qu'elles se relèvent. La cinématographie au ralenti d'ailleurs nous le montre.

Mais il est de toute évidence, et c'est une Lapalissade, que *l'abaissement du corps ne peut être supérieur en distance à son soulèvement*. Sans quoi l'oiseau descendrait tout simplement.

Et même, si l'oiseau veut s'élever (et il le fait) il est nécessaire que le second abaissement des ailes *retrouve son corps sensiblement à une hauteur égale où l'avait laissé le premier*. Autrement dit que le soulèvement de ses ailes ne lui fasse pas perdre tout le bénéfice que lui a acquis leur abaissement.

Pour ce faire, l'oiseau ne peut user cette fois d'aucun moyen extérieur. Tout mouvement supplémentaire dépensera ses forces et gaspillera son énergie acquise.

4. — Voilà où va jouer, pour la seconde fois, l'intervention du changement de volume des réservoirs aériens.

Rappelons ce qui se passe ici.

L'oiseau soulève ses ailes par l'intermédiaire des muscles adducteurs, dont le plus important est le dorso-huméral ou *latissimus dorsi*.

Le pectoral se relâche. Il laisse au bréchet sa liberté

de reprendre sa place et d'élargir ainsi le thorax. L'humérus lui-même cesse de comprimer les parties latérales de ce dernier.

Le pectoral n'est pas le seul muscle à se relâcher. La presque totalité des muscles du corps de l'oiseau en fait autant. Ce mouvement est fait avec si peu de fatigue pour l'oiseau, avec tellement de nonchalance pourrions-nous dire, que Marey avait même pensé que le soulèvement des ailes pouvait se faire sans aucune intervention musculaire, en laissant jouer simplement la résistance de l'air sur elles, et la force propulsive acquise.

Que faut-il voir dans ce relâchement musculaire ? D'un côté un temps de repos accordé aux muscles comme nous sommes accoutumé de le voir en physiologie générale (Ex : battements cardiaques) mais d'autre part aussi, et c'est là l'intérêt, une possibilité accordée aux sacs aériens de se dilater.

En effet, l'expérience l'a démontré, pendant le mouvement ascensionnel des ailes, et même tout à fait au début de ce mouvement, dès que se produit le relâchement du tonus musculaire, les sacs prennent de l'extension.

Les sacs se dilatent, se remplissent d'air.

Prenons entre deux doigts d'une main les parois de la cage thoracique d'un oiseau mort. Plaçons les ailes dans leurs positions extrêmes d'abaissement comme dans le vol normal, c'est-à-dire en bas et en avant de la tête.

Si nous ébauchons le soulèvement des ailes, en relâchant simplement les extrémités de celles-ci, que nous tenons de l'autre main, nous constatons que déjà et avant même qu'il y ait eu soulèvement effectif, la paroi thoracique subit un mouvement d'élargissement.

Ce mouvement est la contre-partie de celui que nous avons vu s'exécuter lors de la contraction des pectoraux. Tous deux sont rendus possibles par la conformation toute particulière des côtes qui s'y prêtent admirablement : « Chaque côte est divisée en deux segments succesifs, un segment vertébral et un segment sternal, unis l'un à l'autre par une articulation mobile qui joue un rôle important dans la dilatation de la cavité respiratoire » (R. Perrier).

Ainsi, tout contribue à la plus grande et la plus rapide ampliation des sacs.

Ils sont prêts à jouer leur rôle, et, si ce n'était peut-être un peu élargir le concept que nous en avons, nous lâcherions un mot qui, s'il n'est pas entièrement juste morphologiquement, en est cependant une image : leur rôle de parachute.

Nous savons bien qu'ils n'en ont ni la forme, ni le dessin, mais la façon dont ils se comportent est si proche de la sienne que le rapprochement nous a paru attirant.

Quand le parachutiste se lance de son avion il acquiert peu à peu une vitesse de chute rapide. A un moment donné, et d'un seul coup, il est freiné par l'ouverture de l'appareil. Cet à-coup dans la descente,

ce moment où la vitesse de chute passe rapidement de V à v , c'est l'instant dont l'oiseau a besoin quand il va accomplir le temps négatif et nuisible du soulèvement.

Et nous savons la façon dont il s'y prépare :

En s'accommodant de telle sorte qu'il donne à son corps le volume le plus propice, c'est-à-dire le plus grand possible, qu'il s'arrange pour opposer le plus de résistance à la chute.

C'est encore là la boule de papier que l'on va laisser retomber après l'avoir serrée fortement entre ses mains, et la même boule que l'on lance de nouveau après l'avoir quelque peu dégagée, l'avoir rendue moins compacte, plus lâche.

La seconde fois sa vitesse de chute sera grandement retardée.

Nous croyons avoir suffisamment imagé la question pour que l'on puisse saisir maintenant l'importance de cette dilatation des sacs durant le soulèvement des ailes.

Faisons remarquer toutefois qu'il n'est pas nécessaire à l'oiseau de posséder à ce moment-là un « parachute » d'une envergure démesurée. L'homme qui choit de mille mètres en a besoin, car il a déjà acquis de par la loi de la pesanteur une forte vitesse durant les quelques secondes qui précèdent la traction sur le cordon et l'ouverture de l'appareil.

L'oiseau, lui, n'est pas dans ce cas. Il ne s'éloigne guère de la vitesse initiale de chute. Il n'a besoin que d'une aide passagère, lui servant à conserver le béné-

fice du temps moteur, l'empêchant d'amorcer sa chute, ou, plus exactement, l'enrayant dès son début.

Bien entendu, si des sacs moyens suffisent à des oiseaux qui se contentent d'un vol réduit, il est nécessaire à ceux qui volent longtemps d'avoir à leur portée des ressources plus grandes. Aussi ne nous étonnons-nous plus, maintenant, des constatations de Méry et Milne Edwards en 1865, trouvant chez certains pélicans un réseau aérien sous-cutané atteignant dix litres !

5. — Ainsi s'expliquent les paradoxes que l'on rencontre dans l'étude, et du vol d'une part, et des sacs aériens de l'autre.

a) L'importance exagérée des sacs par rapport aux poumons : cet adjuvant d'un organe devenu dix fois, et très souvent davantage, plus important que l'organe lui-même. Oui, sans doute, pendant la chasse de l'air qu'ils contiennent, les sacs vont contribuer à l'hématose. Mais c'est désormais un rôle accessoire, une aubaine pour l'appareil pulmonaire, dont d'ailleurs, nous le savons, il sait se passer (cf. p. 27) ;

b) L'augmentation des sacs en nombre et en volume avec la puissance de vol puisqu'ils sont un des éléments de celui-ci ;

c) Que le temps d'élévation des ailes, au lieu d'être un temps négatif devienne un état purement statique, conservateur, un état d'inertie, qui va permettre aux ailes, lors de leur nouveau temps moteur, de retrou-

ver le corps de l'oiseau dans une position sensiblement la même que celle où elles l'avaient laissé.

6. — Mais nous n'en aurons pas terminé avec la physiologie des sacs sans envisager la façon dont ils interviennent dans le sens de la marche du vol. Sans doute la question est d'intérêt secondaire ici, puisque le but qui nous préoccupait était de montrer leur rôle dans la sustentation.

Cependant nous ne nous tiendrions pas pour quitte, si nous ne constatons que tous les faits cadrent désormais avec cette conception.

Enonçons d'abord un fait d'expérience : c'est que la vitesse de l'oiseau croît à chaque abaissement d'ailes, pour diminuer pendant leur remontée. Nous savons que le temps moteur est l'abaissement des ailes, et lui seul, qui « godille » l'oiseau. Il est donc naturel d'observer un avancement plus accentué à ce moment-là. De plus, pour ce qui nous occupe, les sacs sont à cet instant, nous le savons, contractés. D'où diminution de volume, profilage du corps.

L'inverse pour la remontée des ailes.

7. — Enfin, nous avons signalé l'existence d'expansions intra-osseuses. Il aurait été utile de mesurer au manomètre et simultanément avec les poches du corps leur pression intérieure durant les mouvements du vol. Nous n'avons pu pratiquer cette expérience sur l'oiseau vivant.

Mais ce que nous connaissons de leurs dispositions nous permet de préjuger de leur rôle, qui rentre dans

les mêmes attributions dévolues aux poches, et dont ils n'ont aucune raison de se distinguer. Nous avons vu quand nous poussions notre injection dans la trachée de l'oiseau qu'il se produisait à un moment donné un reflux, le piston de la seringue faisant ressort. Nous avons expliqué également comment cette pression n'était pas seulement due au tonus de la musculature ou à la pression des organes voisins, mais à de l'air résiduel. Forcément celui qui était contenu dans les os n'a pu être exprimé dans les quelques centimètres cubes recueillis ; mais il faisait partie de celui qui repoussait ainsi le piston de notre seringue.

Dès lors, son rôle semble expliqué clairement.

Nous savons que les battements d'ailes se font à une cadence qui se chiffre souvent par dizaines de fois à la seconde. Nous avons vu aussi que les dilatations et compressions des poches leur sont synchrones.

Pour sortir par les bronchioles, la masse d'air, sous la poussée musculaire, va se presser dans celles-ci et y créer une dangereuse augmentation de pression pour les capillaires.

Notons que cette pression sera d'autant plus néfaste qu'elle suivra une dépression antérieure, et ce, à une cadence rapide. Il est donc permis de penser que, ce qui compte pour le vol n'étant pas une pression plus ou moins grande à l'intérieur des poches, mais une question de volume, et surtout d'évacuation et de réplétion rapide, ces poches osseuses ne subissant pas de variations sensibles de volume, jouent le rôle de tampons.

Au moment où les poches sont vivement contractées, il s'agit de faire vite, et, pour l'air, de fuir le plus rapidement possible.

Il le fait d'une part, au dehors à travers le parenchyme pulmonaire, d'autre part, dans les diverticules intraosseux. Ceci explique de plus la prompte réplétion des sacs, dès l'amorce du soulèvement des ailes, par l'air se détendant hors de ces diverticules.

Aucun inconvénient à alourdir l'aile en y logeant de l'air à plus haute pression, au contraire, puisqu'on alourdit à ce moment-là le levier qui s'abaisse.

Ainsi aucune partie de ce vaste système ne s'isole du but commun assigné à l'ensemble : le vol.

CONCLUSION

Qu'il nous soit permis de revenir en quelques mots sur l'ensemble de cette conception envisageant le rôle des sacs aériens sous un jour entièrement nouveau, leur faisant jouer un rôle effectif, réel, efficace, qui paraissait dans les autres hypothèses disproportionné avec le but à atteindre.

L'oiseau est un être vivant qui se comporte comme tel. Il est adapté à une fonction pour laquelle il met tout en œuvre. Par l'utilisation physiologique de ses sacs aériens, il se place alternativement dans les conditions qui lui seront le plus favorables pour accomplir cette fonction. Ce en quoi il est en harmonie avec les lois universelles de l'adaptation.

D'après nos expériences, les poches aériennes n'ont qu'un rôle accessoire pour la respiration, l'allègement ou le chant. Elles sont surtout utiles pour le vol, en augmentant la surface de portée du corps, dans la période d'élévation de l'aile, et en la diminuant dans la période d'abaissement.

Les problèmes qu'a posé la question du vol sous toutes ses formes ne sont encore résolus que pour

une part. D'autres ne sont probablement pas encore posés.

Nous pensons qu'une contribution quelconque à ces solutions, ajoutée à d'autres, peut aider à en soutenir continuellement le faisceau constructif.

Nous souhaitons que la nôtre soit de celles-là.

Vu : le Doyen,
ROUSSY.

Vu : le Président de la thèse,
L. TANON.

Vu et permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie de Paris,
S. CHARLÉTY.

BIBLIOGRAPHIE

- Albers (J. A.).* — Versuche über das Athemhohlen der Vögel (Beitr. zur Anat. und phys. der Tiere. Bremen, 1802).
- Alix.* — Essai sur l'appareil locomoteur des oiseaux, 1874.
- Baer (Max).* — Beiträge zur Kenntniss der Anat. und Physiol. d. Atemwerkzeuge bei den Vögeln (Zeitschr. f. Wis-sench Zool. Bd. 61, 1896).
- Bouasse.* — Résistance des fluides, 1928.
- Biebel.* — Zur osteologie der Gattung. Monassa, 1861.
- Bert (Paul).* — Recherches expérimentales sur l'influence que les modifications dans la pression barométrique exer-cent sur les phénomènes de la vie (Ann. des Sciences naturelles, t. XX, 1824).
- Bertelli.* — Ricerche di Embriologia e di anatomia comparata sul diaframma e sull'apparechio respiratorio dei Ver-tebrati (Archivio di Anat. et di Emen, vol. IV, 1905).
- Boulart.* — Note sur un système particulier des sacs aériens (Bull. de la Soc. philom., 7^e sér., t. III, 1879).
- Bedard.* — Contribution to the anatomy of *Scopna umbretta* (Proced. Soc. Lond., 1884).
- Brasse.* — Compte rendu de la Société biologique (8^e s. t. V), 1888.
- Bartholin.* — De pulmone substantia et motu, 1663.
- Camper.* — Mémoire sur la structure des os chez les oiseaux (Acad. Sc. Mém. des Sav. étrangers pour 1773, t. VII).
- Cuvier.* — Anatomie comparée, 1895, t. IV.

- Colas.* — Essai sur l'organisation du poumon des oiseaux (Journal compl. du Diction. des Sc. Med., 1825).
- Campana.* — Physiologie de l'appareil respiratoire des oiseaux, 1875.
- Deslongchamps (Eudes).* — Sur les poches aériennes sous-cutanées du Fou de Bassan (Mém. de la Société Linnéenne de Normandie, 2^e série, t. VIII), 1848.
- Fabrice d'Aquanpendente.* — De respiratione et ejus instrumentis, 1687.
- Fatio.* — De avium corpore pneumatico (dissert. inaug. Bero-
lini Lange, 1860).
- Fischer (Guido).* — Vergleichend. Anatomische Untersuchungen über Bronchialbaum der Vögel (Zoologica), 1905.
- Guillot (N.).* — Mémoire sur l'appareil respiratoire des oiseaux, 1846.
- Göppert (E.).* — Die Entwicke. d. Luftführenden Anhänge d. Vorderdarms (Handb. d. vergleich. und experim. Entwicklungslehre O. Hertwig's Bd II, t. 1, 1902).
- Girardi (Michel).* — Saggio di osservazioni anatomiche intorno agli organi della respirazione degli ucelli (In Man. Math. fisica dell' società Italiana (Verona 1784).
- Harvey.* — Exercitationes de generatione animalium, 1651.
- Hunter.* — An account of certain receptacles of air in birds which communicate with the lungs and are lodged both among the fleshy parts and the hollow bones of the animals (Philosoph. transact., 1774, t. LXIV).
- Huxley.* — On the respiratory organs of Apteryx (Proceed. of zool. soc. Lond. III, 1882).
- Juillet.* — Recherches anatomiques, embryologiques, histologiques et comparatives sur le poumon des oiseaux. Thèse, 1912.
- Lehman-Fuld.* — Dissert. de organis quibus aves spiritum ducunt. Würzburg, 1816.
- Lereboullet.* — Anatomie comparée d'app. resp. des animaux vertébrés. Thèse de Doctorat, 1838.

Louget (F. A.). — Respiration des oiseaux, t. I, in *Traité de physiologie*, 1859.

Mery. — Hist. de l'Ac. des sc., t. I, II, 1672-1687.

Merrem. — Über die Luftwerkzeuge der Vögel (Samlung vermischter Abhandlungen zur Aufklärung der Zoologie. Berlin, 1784).

Marey. — Le vol des oiseaux. Paris, 1870.

— La machine animale. Locomotion terrestre et aérienne (Bibl. scientif. internationale. Paris, 1873).

Malacarne. — Conferma delle osservaz. anatom. intorno agli org. della respiraz. degli ucelli (Mem. di Verona, 1784).

Milne-Edwards. — Leçons de physiologie et d'anatomie comparée, t. II, 1857.

— Observations sur l'appareil respiratoire de quelques oiseaux (Ann. des sc. nat. zool., t. III, 5^e éd., 1865).

— Note additionnelle sur l'appareil respiratoire de quelques oiseaux (Ann. de sc. nat., VII, 1867).

— Sur les sacs respiratoires du Calao rhinoceros, 1884.

Nitsch. — Osteografische Beit. zur Naturgesch der Vögel. Leipzig, 1811.

— Zür Anatomie von vultur fulvus (Zeitsch. f. d. Naturw. XXI, 1864).

Perrier (Ed.). — *Traité de Zoologie* (2^e partie, 1932).

Perrier (R.). — *Cours de Zoologie* (1929).

Perrault. — Mém. de l'Ac. des Sciences, t. III, 2^e part., 1666.

Parker (W. K.). — On the osteology of gallinaceous birds and Tinamous, t. V (Transact. of the Zoolog. Soc. of London, 1866).

Plateau. — Procédé pour la préparation et l'étude des sacs aériens des oiseaux, III, 1880.

Roché (G.). — Contribution à l'étude de l'anatomie comparée des réservoirs aériens d'origine pulmonaire chez les oiseaux (Ann. S. Anat., 7^e série, vol. XI, 1891).

- Retzius.* — Mémoire de l'Acad. de Stockholm, III, 1832.
- Rouget.* — Le diaphragme chez les mammifères, les oiseaux, les reptiles (Revue Méd. de Paris, 1851).
- Schneider.* — Vermischte Abhandl. Berlin, 1804.
- Sappey.* — Recherches sur l'ap. respiratoire des oiseaux, 1847.
- Schrøder.* — Über die Struktur die Vögellunge (Arch. f. d. Holändischen Beiträge zur Natur. z. Heilk. Utrecht, 1860).
- Sicard (Henri).* — Des organes de la respiration dans la série animale. Thèse de conc. agrég. de Médecine. Fac. de Montpellier, 1869.
- Soum (S. M.).* — Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux (Ann. de l'Univer. de Lyon, XXVIII, 1896).
- Strasser.* — Über die Luftsäcke der Vögel. Leipzig, 1877.
- Supino (Félice).* — Ricerche sulla Struttura del polmone negli ucelli (Atti della società Veneto-Trentina di Scienza naturali resid. in Padova, Ser. 2, vol. 3, Fasc. 2, 1899).
- Tiedemann.* — Anät. und Naturgeschichte der Vögel (Zoologie, t. II, 1812).
- Vicq d'Azyr.* — Premier mémoire pour servir à l'anatomie des oiseaux (In Mem. acad. Sc., 1772).
- Deuxième mémoire pour servir à l'anatomie des oiseaux (In Mem. acad. Sc., 1773).
- Vrolic.* — Camper's und Hunter's Gedanken über den Nutzen der Röhren Knochen bei Vögeln (Reil's Arch., t. VII, 1803).
- Vinci (Léonard de).* — Codice sul volo degli ucelli Parigi-Rouveyre, 1893.
- Weedon.* — On some point of the An of. Phœnicopterus and its allies (Proced zool. soc. Lond. for 1883).
-

2213. — Impr. de la Fac. de Méd., Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris. — 2-37
